полив культуры, в результате чего препарат был смыт с растений и проник в почву. Последнее в значительной мере и обусловило гибель основной массы имаго и личинок стафилинид.

Наиболее безопасным оказался комплекс химических мер борьбы против хлебной жужелицы осенью. При токсикации семян ГХЦГ и фосфамидом (1—1,5 кг на т) снижение численности стафилинид вообще не наблюдалось. Незначительное падение численности жуков отмечено только при наземных обработках ГХЦГ или метафосом (не более, чем на 40—45 % от контроля). Однако различия по вариантам несущественны, что связано с уходом большинства видов на зимовку в этот период.

Таким образом, установлено, что в целях сохранения стафилинид как одного из основных компонентов полезной фауны агроценозов следует по возможности воздерживаться от химических обработок весной и летом на орошаемых полях. В случае крайней необходимости применения инсектицидов нужно ограничивать краевыми или ленточными обработками посевов.

Богданов Ю. А. К изучению стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) на пшеничных полях Закарпатья // Энтомофаги вредителей растений.— Кишинев : Штиинца, 1980.— С. 3—6.
Затямина В. В. Коротконадкрылые жуки (Coleoptera, Staphylinidae) на посевах гороха // Зоол. журн.— 1971.— **50**, вып. 1.— С. 139—141.
Миноранский В. А., Ломакин В. И. Экологическая характеристика и распределение стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в агробиоценозах Ростовской области // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки.— 1978.— № 4.— С. 53—57.
Надворный В. Г., Петренко А. А. Фауна стафилинид полевых и близлежащих угодий // Проблемы почвенной зоологии.— Баку, 1972.— С. 105—106.
Остафичук В. Г. Сезонная динамика численности стафилинид в агроценозах Приднестровской части Молдавии // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва.— 1981. — **63**. — С. 67—69.
Сапожникова А. С. Микроклимат и местный климат.— Л. : Гидрометиоиздат, 1950.— 242 с.
Тихомирова А. Л. Морфо-экологические особенности и филогенез стафилинид.— М.; Л. : Наука, 1973.— 200 с.
Утробина Н. М. Размещение стафилинид на полях Среднего Поволжья в зависимости от типа почв и сельскохозяйственной культуры // Проблемы почвенной зоологии.— М. : Наука, 1966.— С. 140—142.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР
Получено 24.02.84

УДК 591.498.061.1 : 574.91

А. Н. Цвелых, Е. А. Дядичева

ПРАВИЛО СИБОМА И ПОЛО-ВОЗРАСТНЫЕ РАЗЛИЧИЯ В ФОРМЕ ВЕРШИНЫ КРЫЛА У ЗЯБЛИКА

Известно, что птицы, совершающие далекие миграции, отличаются большей степенью заостренности вершин крыльев по сравнению с оседлыми или мигрирующими на близкие расстояния. Эта закономерность называется правилом Сибома. Такая же зависимость обнаружена и для разных популяций одного вида, различающихся длиной пролетных путей при условии их достаточной генетической изоляции (Потапов, 1967). С другой стороны, для многих видов птиц найдены различия в длине пролетных путей у самок и самцов, молодых и взрослых птиц.

В данном исследовании была предпринята попытка проверить применимость правила Сибома для внутрипопуляционных сравнений, в частности проверить возможность существования различий в форме вершины крыла на половом и возрастном уровне. В качестве наиболее подходящего объекта был выбран зяблик (*Fringilla coelebs*) — массовый, хорошо изученный вид.

Материал и методика. Материал для данного исследования собирали в середине сентября — октябре 1981—1984 гг. в период массовой миграции воробьиных птиц вдоль

левого берега Киевского водохранилища. В этом районе действует большая ловушка рыбачинского типа, принадлежащая Институту зоологии АН УССР *, с помощью которой и отлавливали мигрирующих птиц. Всего исследовано 114 птиц. Для измерений брали только особей разбившихся при столкновении с ловушкой.

У исследуемых птиц определяли пол и возраст (Виноградова и др., 1976): различали молодых (до года — subadultus — sad.) и взрослых (старше года, т. е. имевших послебрачную полную линьку — adultus — ad.). Для характеристики степени заостренности вершины крыла использовали индекс заостренности его вершины (Цвелых, 1983). Измерения производили при помощи штангенциркуля с точностью до 0,1 мм.

Поскольку материал по каждой половой и возрастной группе собирали длительное время и в разные фазы миграционного цикла в равной мере, то межпопуляционные различия, если они имелись, не должны были оказывать сколько-нибудь значительного влияния на остроту крыла. Тем не менее для проверки возможного влияния неоднородности исследуемого материала на этот показатель сравнивали коэффициенты вариации индексов заостренности вершины крыла местных зябликов и мигрантов. Для этого использовались коллекционные материалы Зоологического музея Киевского университета. Для измерений брали тушки зябликов, добытых исключительно в гнездовой период в районе г. Канева и г. Киева (расстояние около 100 км), т. е. птиц, заведомо принадлежащих к одной географической популяции. По понятным причинам достаточная выборка в коллекции имелась только по самцам. Как видно из табл. 1, коэффициенты вариации индексов крыла местных птиц и мигрантов достоверно не различаются. Следовательно, предполагаемый источник ошибок отсутствует. Интересно и то, что заостренность крыла мигрантов и местных птиц не имеет достоверных различий, что может свидетельствовать о принадлежности их к одной географической популяции.

Результаты и обсуждение. Прежде чем перейти к обсуждению полученных результатов, следует подробнее остановиться на некоторых моментах, связанных со строением крыльев, дальностью перелета, скоростью полета зябликов. Это даст возможность разрешить ряд вопросов, возникающих в связи с результатами нашего исследования.

Сравнение зябликов Куршской косы и зябликов финской популяции показало, что расстояния от мест гнездования до мест зимовки у них значительно различаются (Дольник, 1975). У первых это расстояние равно приблизительно 1700 км, а у вторых 2500 км, т. е. длина миграционных путей финских зябликов превышает протяженность миграционных путей куршских в 1,5 раза. Сравнение индексов формы вершин крыльев птиц этих популяций показало существенно бо́льшую остроту вершин крыльев у финских зябликов по сравнению с куршскими: их индексы равнялись соответственно —1,9 и —2,8 (Цвелых, 1983, по данным Потапова, 1967).

Таблица 1. Индексы заостренности крыла и их коэффициенты вариации у мигрирующих (1) и местных (2) зябликов (самцы)

№	n	M±m	$CV \pm m_{cv}$
1	55	—2,51±0,142	41,9±4,64
2	28	—2,33±0,186	42,3±6,59

Продолжительность миграции куршских и финских зябликов осенью одинакова, и поэтому суточная скорость передвижения финских зябликов значительно выше. Весной финские зяблики затрачивают на миграцию больше времени, чем куршские, тем не менее суточная скорость последних все же значительно ниже (Дольник, 1975).

Общепринятым является положение, что более острокрылые птицы имеют большую скорость полета. При измерениях скоростей полета близких видов: зяблика и юрка (*Fringilla montifringila*) показано, что

* Авторы выражают глубокую благодарность сотрудникам института А. М. Полуде и А. Д. Макаренко за помощь, оказанную в работе.

более острокрылый юрок имеет существенно бо́льшую скорость полета, чем зяблик (Gatter, 1979). Сходные результаты получены и при сравнении скоростей полета и морфологии органов полета у ласточек (Цвелых, 1982).

Большая заостренность крыла выгодна при дальних перелетах, так как позволяет совершать их с меньшими энергетическими затратами, поскольку аэродинамическое качество таких крыльев выше. Однако птицам, которым часто приходится взлетать и садиться, т. е. часто летающим под большими углами атаки (Гладков, 1949), выгодно иметь незаостренное разрезное крыло, что, в конечном итоге, экономит затрачиваемую на такие полеты энергию. Зяблики тяготеют ко второму типу и имеют относительно тупое крыло с суженными первостепенными маховыми, образующими разрезную вершину. Однако крылья перелетных популяций зяблика более заострены, чем это было бы необходимо, если бы эти популяции были оседлыми. Последнее положение хорошо иллюстрирует сравнение перелетных популяций зябликов с оседлыми, у которых крыло значительно менее заострено (Потапов, 1967: Gatter, 1979). Таким образом, популяции, обладающие более заостренными крыльями, имеют более протяженные миграционные пути, более высокую скорость полета и более высокую скорость суточных перемещений.

Перейдем теперь к обсуждению различий в протяженности миграционных путей и степени заостренности вершины крыла у различных половых и возрастных групп зяблика. К сожалению, пока нет данных, которые позволили бы нам ответить на вопрос, насколько велики должны быть различия в протяженности миграционных путей, чтобы это заметно сказалось на форме вершины крыла у птиц разных популяций при условии достаточной генетической изоляции между ними. Поэтому пока будет достаточным установить наличие достоверных различий в остроте вершины крыла на популяционном или внутрипопуляционном уровне.

Установлено, что средняя длина пролетных путей самок зябликов превышает таковую самцов (Паевский, 1971). Эта разница невелика (около 10 %), но вполне достоверна ($P<0{,}01$). Сравнение среднесуточных скоростей миграционного передвижения зябликов показало, что самки имеют несколько большую скорость передвижения, чем самцы, однако эти различия недостоверны. Сходные различия получены и для некоторых других видов воробьиных (Паевский, 1971). Сравнение индексов заостренности крыла самцов и самок зяблика (табл. 2) также показывает несколько большую остроту крыльев у самок, но разница эта недостоверна.

Таблица 2. Индексы заостренности крыла различных половых и возрастных групп зябликов

Группа	n	M±m	Группа	n	M±m
Самки	59	—2,23±0,158	Молодые самки	40	—1,99±0,181
Самцы	55	—2,51±0,142	Молодые самцы	35	—2,42±0,178
Молодые	75	—2,19±0,129	Взрослые самки	19	—2,72±0,283
Взрослые	39	—2,69±0,182	Взрослые самцы	20	—2,66±0,237

В отношении дальности миграции молодых и взрослых птиц количественные данные пока отсутствуют, однако известно, что молодые птицы мигрируют на большие расстояния (Паевский, 1976). Сравнение остроты крыла взрослых и молодых зябликов показывает значительные различия между ними (табл. 2). Молодые птицы имеют достоверно большую ($P<0{,}05$) остроту крыла, чем взрослые.

В связи с полученными результатами представляет интерес раздельный анализ индексов заостренности крыла по полу и возрасту. Как

видно из табл. 2, взрослые самцы и самки имеют близкие, достоверно не различающиеся индексы. Молодые самцы имеют заметно большую заостренность крыльев, чем взрослые. Наиболее острокрылыми оказались молодые самки. Они значительно отличаются по остроте крыла не только от взрослых птиц ($P<0{,}01$), но и заметно более острокрылы, чем молодые самцы ($P<0{,}1$). Таким образом, наиболее протяженные миграционные пути должны иметь молодые самки, несколько меньшие — молодые самцы и наименьшие — взрослые птицы. Вероятно, регулярно обнаруживаемые, но оказывающиеся недостоверными, небольшие различия в скорости миграционных передвижений у самцов и самок некоторых птиц и различия, выявленные в длине пролетных путей (Паевский, 1971), объясняются значительно большей разницей в длине пролетных путей молодых самок по сравнению с молодыми самцами на фоне относительного равенства по этим показателям взрослых птиц. Таким выводам определенным образом соответствуют и детальные исследования последовательности прилета возрастных и половых групп местных зябликов на Куршскую косу (Дольник, 1975), т. к. показано (Myers, 1981), что она может отражать широтное распределение поло-возрастных групп птиц на зимовках. Пик прилета взрослых самцов приходится на II и III декады апреля, взрослых самок и молодых самцов — на IV декаду, а молодых самок — только на I декаду мая.

Следует сказать, что обработка данных кольцевания требует тщательного отбора и осмысления. В частности, для подавляющего большинства зябликов, окольцованных на Куршской косе, неизвестна протяженность пути особи между местом гнездования и местом зимовки. На результаты может влиять и состояние птицы: здоровая, ослабленная, задержавшаяся на пролетной трассе и не достигшая места зимовки (этот фактор должен, по-видимому, больше сказываться на молодых птицах). Следует учитывать и то, что осенний пролет зябликов в Западной Европе может продолжаться до конца осени, а весенний начинается уже в середине февраля (Паевский, 1967). Учитывая это, мы обработали данные атласа миграций птиц, окольцованных на Куршской косе (Паевский, 1971). Для обработки брались находки зябликов с декабря по I декаду февраля. При отборе учитывались только птицы известного возраста или же птицы, даты обеих поимок которых позволяли точно решить вопрос о возрасте. Длина миграционных путей взрослых самцов оказалась $1839{,}4\pm71{,}6$ км ($n=66$), взрослых самок $2034{,}8\pm82{,}5$ ($n=47$) и молодых без учета пола $2097{,}5\pm171{,}0$ ($n=8$). Несмотря на то, что молодые птицы имеют миграционные пути наибольшей протяженности, а взрослые самцы — наименьшей, эти различия пока недостоверны.

Согласно правилу Бергмана, популяции, обитающие в более холодных частях ареала, имеют более крупные размеры. Однако птицы, размножающиеся севернее, но зимующие южнее мест обитания южных популяций, имеют меньшие размеры тела (Salomonsen, 1955), т. к. суммарная среднегодовая температура для таких птиц оказывается выше. Поэтому они имеют меньшие размеры тела, чем гнездящиеся южнее, но зимующие севернее. В данном случае самая мелкая группа — молодые самки — должна иметь наиболее протяженные миграционные пути. Однако молодые самцы крупнее взрослых самок, а миграционные пути их явно не короче.

Более дальние зимовки молодых могут быть объяснены и конкурентными отношениями, в результате которых молодые птицы вытесняются на периферию зимовочного ареала (Kluijver, 1951). А поскольку молодые птицы мельче, чем взрослые (для зяблика см. Яблонкевич, 1982), они вынуждены зимовать южнее. Предполагается, что в этом случае более далекие зимовки молодых птиц могут быть генетически не предопределены (Дольник, 1975). Наши данные не согласуются с этим предположением, т. к. форма крыла птиц несомненно находится под генетическим контролем. По-видимому, для молодых птиц, совершающих миграцию в первый раз и имеющих более острые крылья, выгоды от перелетов на дальность в конечном итоге имеют большее значение, чем выгоды от тупого крыла, получаемые при других видах полетной активности. Кроме того, у большинства птиц расселение осуществляется исключительно особями, размножающимися впервые. При бла-

гоприятных условиях молодые птицы проявляют тенденцию оседать в более северных областях, чем обычно (Лэк, 1957), т. е. и в этом случае их перелеты протяженнее, чем у взрослых. Иными словами, неодинаковая роль молодых и взрослых птиц в расселении позволяет высказать предположение, что возрастные различия в форме вершины крыла могут быть выявлены и у некоторых сравнительно оседлых птиц.

Нет никаких оснований утверждать, что взрослые самки и самцы с крыльями одинаковой формы имеют пролетные пути одинаковой протяженности. С дальностью миграции могут быть связаны и другие факторы, например влияние половых гормонов на продолжительность миграции, что приводит к сокращению периода миграционной активности самцов (Dorst, 1952).

Пока мы можем заключить, что большая заостренность крыльев молодых птиц дает им потенциальную возможность совершать миграции большей протяженности и (или) с меньшими затратами энергии по сравнению со взрослыми.

В свете полученных результатов становятся объяснимыми возрастные различия в форме вершины крыла, отмеченные для некоторых групп птиц (Козлова, 1946; Юдин, 1950), хотя у крупных птиц с большой нагрузкой на крылья форма крыла зависит также и от абсолютных размеров, которые увеличиваются с возрастом птицы, как это наблюдается, например, у куриных (Потапов, 1970).

Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР.— М. : Наука, 1976.— 191 с.

Гладков Н. А. Биологические основы полета птиц.— М. : Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 1949.— 243 с.

Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц.— М. : Наука, 1975.— 398 с.

Козлова Е. В. Связь между образом жизни птиц и направлением развития их летательного аппарата // Изв. АН СССР. Сер. биол.— 1946.— № 4.— С. 403—414.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе.— М. : Изд-во иностр. лит., 1957.— 404 с.

Паевский В. А. Популяционное распределение мигрирующих через Прибалтику зябликов // Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц.— 1967.— № 4.— С. 59—68.

Паевский В. А. Атлас миграций птиц по данным кольцевания на Куршской косе // Тр. Зоол. ин-та АН СССР.— 1971.— **50**.— С. 3—110.

Паевский В. А. Популяционно-демографические аспекты миграций птиц.— М., 1976.— С. 8—60.— (ВИНИТИ. Итоги науки и техники. Сер. зоология позвоночных, т. 9).

Потапов Р. Л. Зависимость формы крыла птицы от дальности перелета // Тр. Зоол. ин-та АН СССР.— 1967.— **40**.— С. 213—230.

Потапов Р. Л. Сравнительный обзор дикуш (роды Falcipennis и Canachites, Tetraonidae) Азии и Северной Америки // Там же.— 1970.— **47**.— С. 205—235.

Цвелых А. Н. Различия в скорости полета у ласточек // Зоол. журн.— 1982.— **61**, № 5.— С. 742—746.

Цвелых А. Н. Форма вершины крыла птиц и ее оценка // Вестн. зоологии.— 1983.— № 6.— С. 54—58.

Юдин К. А. Морфологические адаптации семейства Falconidae в связи с вопросами систематики // Памяти академика П. П. Сушкина.— М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1950.— С. 135—208.

Яблонкевич М. Л. Масса и состав тела зябликов Куршской косы // Тр. Зоол. ин-та АН СССР.— 1982.— **90**.— С. 87—106.

Dorst J. The migration of birds.— London : Heinemann, 1962.— 422 p.

Gatter W. Unterschiedliche Zuggeschwindikeit nahe verwandter Vogelarten // J. Ornithol.— 1979.— **120**, N 2.— S. 221—225.

Kluijver H. N. The population ecology of great tit — Parus m. major L. // Ardea.— 1951.— **39**.— P. 1—135.

Myers J. P. A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds // Can. J. Zool.— 1981.— **59**.— P. 1527—1534.

Salomonsen F. The evolutinery significance of bird-migration // Dansk. Biol. Medd.— 1955.— **22**.— P. 1—62.

Киевский университет им. Т. Г. Шевченко

Получено 04.02.85